УДК 576.895.771

РОЛЬ МОКРЕЦОВ (CERATOPOGONIDAE) В ЦИРКУЛЯЦИИ АРБОВИРУСОВ

(обзор)

Львов Д. К.

Институт вирусологии им. Д. И. Ивановского АМН СССР, Москва

По данным литературы, от мокрецов (преимущественно рода *Culicoides*) изолировано свыше 30 вирусов из семейств Togaviridae (2), Rhabdoviridae (2), Reoviridae (10), Bunyaviridae (17) и неклассифицированных (около 6). Некоторые из этих вирусов имеют важное медицинское и ветеринарное значение. Все это определяет необходимость вирусологического обследования мокрецов на арбовирусы в СССР.

Семейство Сегатородопіdae состоит из 3 родов Culicoides, Lasiohelea и Leptoconops, первый из которых наиболее многочислен (свыше 800 видов). Биологические и экологические особенности определяют большое потенциальное значение мокрецов как переносчиков арбовирусов. Но пока мокрецы относятся к числу наименее обследованных на наличие арбовирусов кровососущих членистоногих. В нашей стране представители семейства Ceratopogonidae в этом отношении практически не изучены. Вместе с тем, по данным литературы, от мокрецов уже изолировано свыше 30 вирусов, относящихся к семействам Togaviridae (2), Rhabdoviridae (2), Reoviridae (5), Bunyaviridae (1), (17) и неклассифицированным (около 6) (см. таблицу). Некоторые из них имеют важное медицинское (вирусы восточного энцефаломиелита лошадей, японского энцефалита, КГЛ-Конго, Дугбе, Рифт-валли, Оропуш) и ветеринарное (эфемерной лихорадки скота, африканской болезни лошадей, синего языка овец, эпизоотической геморрагической болезни оленей, болезни овец Найроби, Рифт-валли, Акабане) значение.

От мокрецов изолировано лишь 2 штамма вирусов семейства Togaviridae восточного энцефаломиелита лошадей и японского энцефалита. Основными переносчиками вирусов этого семейства служат комары и иксодоидные клещи. Фактический материал по способности мокрецов быть специфическими переносчиками тогавирусов отсутствует.

Есть все основания считать мокрецов основными переносчиками возбудителя эфемерной лихорадки скота из семейства R h a b d o v i r i d a e, известной в Австралии, Нигерии и Японии. Заболевание наносит большой экономический ущерб. В Австралии, например, убытки исчисляются десятками миллионов долларов. Во время эпизоотии вирус регулярно удается изолировать от мокрецов (Davies e. a., 1979). Зараженность насекомых достигает 1:4000. Важно отметить, что вирус удается выделить от ненапитавшихся мокрецов.

Из семейства Reoviridae мокрецы являются специфическими переносчиками вирусов рода Orbivirus из антигенных групп африканской болезни лошадей (АБЛ), синего языка овец (СЯО), эпизоотической геморрагической болезни оленей (ЭГБО).

Группа АБЛ включает 9 антигеннородственных вирусов, вызывающих тяжелые эпизоотии среди непарнокопытных животных во многих странах Африки,

Изоляция арбовирусов из мокрецов

Семейство	Род	Антигенная группа	Вирус	Вид мокрецов	Место изоляции, авторы	Известный ареал вируса
		,				
Togaviridae	Alfavirus	A	Восточного энцефа- ломиелита лошадей Японского энце-	C. spp.	CIIIA (Intern. Catalogue, 1975)	Северная (преимущест- венно), центральная и южная Америка
	Flavivirus	В	фалита	Lasiochelia taiwana	КНР (цит. по: Львов, Лебедев, 1974)	Страны юго-восточной Азии
Rhabdoviridae	Lyssavirus	Бешенства Негруппирован- ная	Котонкан Эфемерной лихорад- ки скота	C. spp. Смешанный пул: Culicoides kingi, C. nivosus, C. bed- fordi, C. pallidipennis,	Нигерия (Leé e. a., 1974) Кения (цит. по: Davies, e. a., 1979)	Нигерия ЮАР, Кения, Зимбабве, Нигерия, Япония
Reoviridae	Orbivirus	Африканской бо- лезни лошадей	Африканской болезни лошадей	C. cornatus C. shultzei C. spp. C. spp.	Кения (Davies e. a., 1979) ЮАР (Intern. Catalogue, 1975), Кения (Davies e. a., 1979)	Африканские страны, Индия, Пакистан, Аф- ганистан, Иран, Ирак, Сирия, Иордания, Из- раиль, Кипр, Турция
		Синего языка	Синего языка овец	C. spp.	Многократно в пределах ареала	от африканских стран на Западе до Индии и Бангладеш
				C. pallidipennis	IOAP (Du Toit e. a., 1944)	на востоке, Испания, Португалия, США
				C. pallidipennis C. totorensis, C. milnei C. variipennis	Кения (Davies e. a., 1979) Кения (Davies e. a., 1979) США (цит. по: Jones e. a., 1977)	
	,	Эпизоотическая геморрагия Болезни оленей	Эпизоотическая ге- моррагия Болезни оленей	C. spp. C. schultzei	Нигерия (Lee e. a., 1974) США, ЮАР (цит. по: Verwoerd e. a., 1979)	США, Канада, Нигерия, ЮАР
		Эубенанджи	Эубенанджи	C. marksi	Жоста с. а., 1975) Австралия (Doherty e. а., 1973)	Австралия
		Варрего	Bappero	C. spp.	Австралия (Doherty e. a., 1973)	Австралия
				•		

Семейство	Род	Антигенная группа	Вирус	Вид мокрецов	Место изоляции, авторы	Известный ареал вируса
			Митчелривер	C. spp.	Австралия (Doherty e. a., 1973)	Австралия
			Валлал	C. ducei, C. spp., C. mar- ksi, C. brevitarsis	Австралия (Doherty e. a., 1973)	Австралия
Reoviridae	Orbivirus	Пальям	Дагвилар	C. brevitarsis	Австралия (Doherty e. a., 1973)	Австралия
		Пальям	Kib/9/72	C. schultzei (63%), C. pal- lidipennis (36%)	Кения (Davies e. a., 1979)	Кения
			Mak/13/73	C. zuluensis (71%) и др.	Кения (Davies e. a., 1979)	Кения
			Kit/10/74	C. pallidipenni (91%) и др.	То же	Кения
			Nai/12/73 Абадина	C. pallidipennis, C. schultzei	» » Нигерия (Lee, 1974)	Кения Нигерия
				C. spp.	Австралия (Doherty e. a., 1973)	Австралия
		Лошадиного энце- фалоза	Cul.3/69		IOAP (Theodoriris e. a., 1979)	ЮАР
Bunyaviridae	Nairovirus	Ганджам	Болезни овец Най- роби	C. tororensis	Кенпя (Davies e. a., 1979)	Кения, Уганда, Запр
			Дугбе	C. spp.	Нигерия (Intern. Catalogue, 1975)	Нигерия, ЦАР, Уганда, Сенегал
		КГЛ-Конго	КГЛ-Конго	C. spp.	Нигерия (Lee e. a., 1974)	Страны Центральной и восточной Африки, южной Европы, Па- кистан
Bunyaviridae	Phlebovirus	Негруппирован- ная	Рифт-валли	C. spp.	Нигерия (Fabiyi, 1980)	Кения, Нигерия, Мозамбик, Уганда, ЮАР, Судан
	Bunyavirus	Буньямвера	Локерн	C. variipennis	CIIIA (Intern. Catalogue, 1975)	CIIIA

Семейство	Род	Антигенная группа	Вирус	Вид мокрецов	Место изоляции, авторы	Известный ареал вируса
			Мейн-Дрейн	C. variipennis	CIIIA (Intern. Catalogue,	CIIIA
			7 12	•	1975)	
		Симбу	Акабане	C. brevitarsis	Австралия (Doherty e. a., 1973)	Австралия, Япония, ЮАР, Кения
		, .		C. spp.	IOAP (Theodoridis e. a., 1980)	
			Баттонвиллоу	C. variipennis	CIIIA (Hardy e. a., 1970)	США
			Оропуш	C. papaensis	Бразилия (Leduc e. a., 1980)	Тринидад, Бразилия
			Питон	C. brevitarsis	Австралия (George e. a., 1980)	Австралия
Bunyaviridae Bun	Bunyavirus		Сабо	C. pallidipennis, C. spp.	Нигерия (Causey e. a., 1972)	Нигерия
	-		Самфорд	C. spp.	Австралия (Doherty e. a., 1973)	Австралия
			Санго	C. spp.	Нигерия (Lee e. a., 1974)	Нигерия, Кения
Sunyaviridae	Bunyavirus	Симбу	Сатуперп	C. histris	Нигерия (Lee e. a., 1974)	Нигерия, Индия
			Тимири	C. histris	Австралия (цит. по: Ві- shop, Shope, 1979)	Индия, АРЕ, Австрали
			Шамонда	C. pallidipennis C. spp.	Нигерия (Intern. Catalogue)	Нигерия
			Шуни	C. spp.	Нигерия (Causey e. a., 1972)	Нигерия, ЮАР
	Негруппиро- ванная		Нгаинган	C. brevitarsis	Австралия (Doherty e. a., 1973)	Австралия
			Cul.5/69	C. spp.	IOAP (Theodoridis e. a., 1980)	IOAP
			ІвАr 39 621	C. spp.	Нигерия (Lee e. a., 1974)	Нигерия
			IBAr 39 626	C. spp.	Нигерия (Lee e. a., 1974)	Нигерия
			Kib/3/74	C. pallidipennis, C. schultzei	Кения (Davies e. a., 1979)	Кения
			Maĸ/4/74	C. zuluensis, C. pallidipennis	Кения (Davies e. a., 1979)	Кения
						*

южной Азии. Заболевание в Африке известно с XVII века. Вирус многократно выделен от мокрецов, являющихся основными переносчиками. Передача вируса мокрецами закономерно происходит и в экспериментальных условиях (Du Toit, 1944). Показана способность к репродукции вируса в Culicoides variipennis и C. nubeculosus после интраторакального и только в C. variipennis (30—35% зараженных мокрецов) после орального заражения (Boorman e. а., 1975). Показано, что зараженные мокрецы могут заноситься ветром на большие расстояния, что обеспечивает быстрое и обширное рассеивание инфекции (Sellers e. а., 1977).

Группа СЯО включает 20 серотипов, вызывающих тяжелые эпизоотии среди овец. Заболевание описано в ЮАР, где в 1900 г. был впервые изолирован вирус. Могут болеть также козы и коровы, а также олени, антилопы (цит. по: Werwoerd e. a., 1979). Ареал охватывает африканские, южноазиатские, южноевропейские страны и США. В Африке перенос инфекции осуществляется мокрецами, преимущественно Culicoides pallidipennis, а также C. tororensis, C. milnei (Du Toit e. a., 1944; Davies e. a., 1979), а в США — C. variipennis (Jones е. а., 1977). В экспериментальных условиях вирус передается через укус орально зараженными C. variipennis и в меньшей степени C. nubeculosus (цит. по: Mellor, Jennings, 1980). Зараженность C. variipennis при этом достигает 30—35% (Jones e. a., 1971; Luedke e. a., 1976). После генетической селекции получены З линии с чувствительностью к заражению в 92, 63 и 2% при однократном кормлении вируссодержащим материалом и 100% при двукратном кормлении первых двух линий (Foster e. a., 1977). Для обнаружения вируса в тканях мокрецов предложено использовать непрямой метод флуоресцирующих антител (Jennings, Boorman, 1980). Количество вируса в мокрецах достигает 0.5 lg ${
m TCID}_{50},$ что достаточно для заражения овцы при питании на животном одной зараженной особи. Имеются наблюдения, сделанные на модели Onchocerca gibsoni и O. cervicalis, что даже при зараженности мокрепов менее 1 %, эпизоотия успешно развивается (Mellor, Jennings, 1980). Вирус может перезимовывать в мокрецах при условии мягкой зимы (Nevill, 1971).

 Γ р у п п а $\ \Im$ Γ $\ B$ $\ O$ включает одноименный вирус (серотипы Нью-Джерси и Альберта) и 4 других антигенно родственных вируса. Вирус $\ \Im$ Γ $\ B$ $\ O$ изолирован в США и Канаде во время эпизоотии среди белохвостых оленей $\ O$ docoileus virginianus, муловых оленей $\ O$. hemionus, вилорогих антилоп $\ Antilocapra$ americana, лосей (цит. по: Verwoerd e. а., 1979; Hoff, Hoff, 1976; Stauber e. а., 1977). Заболевание известно с 1908 г. Антигенно близкие вирусы изолированы в Нигерии, ЮАР, Японии. Мокрецы являются специфическими переносчиками вируса $\ \Im$ $\ \Box$ $\ \Box$

1979).

О́т мокрецов изолировано 17 различных представителей семейства В uny a v i r i d a e. Но роль этих насекомых в циркуляции разных вирусов различна. Мокрецы — основные переносчики вируса Оропуш. Случаи изоляции вирусов Б о л е з н и о в е ц, Н а й р о б и, Д у г б е, КГЛ - К о н г о, Р и ф т - в а л л и — в Африке, Л о к е р н и М е й н - Д р е й н — в США, вероятно, являются эпизодическими. Основными переносчиками этих вирусов являются комары и иксодовые клещи. Хотя во время необычно интенсивной эпидемической вспышки лихорадки Рифт-валли в АРЕ в 1977—1978 гг. мокрецы рода Culicoides рассматривались в качестве одного из потенциальных переносчиков (Hoogstraal e. а., 1979). Учитывая большое значение этих возбудителей в патологии человека и сельскохозяйственных животных, следует детально изучить возможную роль мокрецов в передаче указанных возбудителей.

Мокрецы, вероятно, являются специфическими переносчиками ряда вирусов из группы Симбу. Наибольшее значение среди них имеют вирусы Акабане и Оропуш. Вирус Акабане является причиной тяжелого заболевания крупного рогатого скота, коз и овец. Заболевание известно в Японии, Австралии, Кении и ЮАР. По серологическим данным, ареал вируса охватывает также Вьетнам, Филиппины, Таиланд, Индонезию, Малайю, Тайвань, Израиль (Metselaar, Robin, 1976; Theodoridis e. a., 1979; Bishop, Shope, 1979). Вирус Сам форд из Австралии вызывает сходную клиническую картину у животных. В Японии основной переносчик пока не выявлен, хотя вирус был изолирован от комаров Aedes vexans, Culex trithaeniorhynchus (цит. по: Оуа, 1980). В Австралии и ЮАР перенос вируса, по всей видимости, осуществляется мокрецами. Но в Кении Акабане-подобный вирус изолирован от комаров (Metselaar, Robin, 1976).

Антитела у домашних (козы, лошади, буйволы) животных в Австралии обнаружены еще к одному, выделенному от мокрецов и от скота вирусу, П и-

тон из этой же антигенной группы (George e. a., 1980).

Вирус Т и м и р и изолирован в Австралии из орнитофильного вида мокрецов C. histris. Антитела к вирусу обнаружены у ряда видов птиц, мигрирующих из Северной Австралии в южную часть континента (цит. по: Bishop, Shope, 1979).

Вирус Оропуш из группы Симбу, изолированный на Тринидаде и в Бразилии, вызывает на севере Бразилии эпидемии с вовлечением в процесс от 5 до 30% населения. Основной переносчик —мокрецы Culicoides papaensis, хотя некоторую роль в переносе играют и комары Culex quinquefasciatus (Leduc e. a., 1980).

Передача ассопиированных с крупным и медким рогатым скотом африканских вирусов группы Симбу наряду с мокрецами осуществляется и комарами (Lee e. a., 1974). Вирус III у н и помимо домашних животных и мокрецов, изолирован от больного человека (Lee e. a., 1974). В США от мокрецов и зайцев изолирован вирус Баттонвиллоу. Антитела к этому вирусу найдены у овец, зайцев и различных грызунов в США и Канаде (цит. по: Bishop, Shope, 1979).

От мокрецов также изолирован ряд вирусов, место которых в системе естественной классификации вирусов пока не установлено. Роль этих возбудителей

в патологии человека и животных не выявлена.

Совокупность биологических и экологических особенностей мокрецов наряду с приведенными данными по изоляции от них вирусов позволяет рассматривать мокрецов в качестве эффективных переносчиков возбудителей арбовирусных инфекций. Ареал ряда переносимых ими вирусов расположен в непосредственной близости от южных границ СССР. Все это определяет настоятельную необходимость систематического вирусологического обследования мокрецов в первую очередь в Закавказье, Средней Азии и в южных районах Сибири и Дальнего Востока.

Литература

Львов Д. К., Лебедев А. Д. Экология арбовирусов. М., Медицина, 1974. 184 с. B ishop H. L., Shope E. Bynyaviridae. In: Comprehensive Virology, 14. Newly characterized vertebrate viruses. Ed. H. Fraenkel-Conrat and R. R. Wagner. Plenum Press,

New York—London, 1979, ch. 1, p. 1—156.

Boorman J., Mellor P. S., Penn M., Jennings M. The growth of African horsesickness virus in embrionated hen eggs and the transmission of virus by Culicoides

horsesickness virus in embrionated hen eggs and the transmission of virus by Culicoides variipennis Coqueillett (Diptera, Ceratopogonidae). Arch. Virol., 1975, vol. 47, p. 343. C a u s e y O. R., K e m p G. E., C a u s e y C. E., L e e V. H. Isolation of Simbu group viruses in Ibadan, Nigeria, 1964—69, including the new types Sango, Sabo and Shuni. Ann. Trop. Med. Parasitol., 1972, vol. 66, p. 357—362.

D a v i e s F. G., W a l k e r A. R., O c h i e n g P., S h a w T. J. Arboviruses isolated from Culicoides midges in Kenya. Compar. Path., 1979, vol. 89, p. 587—595.

D o h e r t y R. L., C a r l e y J. G., S t a n d f a s t H. A., D y c e A. L., K a y B. H., S n o w d o n W. A. Isolation of arboviruses from mosquitoes, midges, sandflies and vertebrates collected in Queensland, 1969 and 1970. Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg., 1973. vol. 67, p. 536—543. 1973, vol. 67, p. 536-543. D u T o i t R. M. The transmission of bluetongue and horsesickness by Culicoides. — Onder-

stepoort J. Vet. Sci. and Anim. Industr., 1944, vol. 19, p. 7—16. F a b i y i A. Epidemiology of arbovirus zoonoses in West, East, Central and South Africa. —

In: Arboviruses in the Mediterranean countries. Ed. J. Vesenjak-Hirjan. - Zbl. Bakt.

suppl. 9, 1980, p. 215—218. Foster N. M., Breckon R. D., Luedke A. J., Jones R. H., Metcalf H. E. Transmission of two strains of epizootic hemorrhagic disease virus in deer by Culicoides

ransmission of two strains of epizootic hemorrhagic disease virus in deer by Culicoides variipennis. — J. Wildl. Dis., 1977, vol. 13, p. 9.

George T. D., Standfast H. A., Cybinski D. H., Filippich C., Carley J. G. Peaton virus: a new Simbu group arbovirus isolated from cattle and Culicoides brevitarsis in Australia. — Austral. J., Biol. Sci., 1980, vol. 33, N 2, p. 235—244. Hardy J. L., Scrivani R. P., Lyness R. N., Nelson R. L., Roberts D. Ecologic studies on Buttonwillow virus in Kern County. — Amer. J. Trop. Med. Hyg., 4970, vol. 42, p. 552—563

Hoogs traal H., Meegan J. M., Khalil G. M., Adham F. K. The Rift Valley fever epizootic in Egypt 1977—1978. — Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg., 1979, vol. 73, p. 624—629.

Hoff G. L., Hoff D. M. Bluetongue and epizootic hemorrhagic disease: A review of these

diseases in nondomestic artiodactyles. — J. Zoo. Anim. Med., 1976, vol. 7, p. 26.

International Catalogue of Arboviruses including certain other viruses of vertebrates.

Ed. Berg T. O. DHEW Publication NO. CDC, 75—8301, Washington, D. C., 1975.

Jennings M., Boorman J. Use of the indirect fluorescent antibody technique for the detection of bluetongue virus antigen in tissue smears from Culicoides variipennis (Diptera, Ceratopogonidae). — Vet. Microbiol., 1980, vol. 5, N 1, p. 13—18.

Jones R. H., Roughton R. D., Foster N. M., Bando B. M. Culicoides, the vector of enjagatic homographic disease in white-tailed deer in Kentucky in 1974.

the vector of epizootic hemorrhagic disease in white-tailed deer in Kentucky in 1971. -

Leduc J. W., Hoch A. L., Pinheiro F. P. Ecology of Oropouche virus, a Simbu group arbovirus from northern South America. — In: Proc. Intern. Sympos. «New aspects in ecology of Arboviruses». Bratislava, 1980, p. 103—113.

Lee V., Causey O. R., Moore D. L. Bluetongue and related viruses in Ibadan, Nicelei and the control of the control

geria: isolation, preliminary identification of viruses. - Amer. J. Vet. Res., 1974, vol. 35, p. 1105.

Luedke A. J., Jones R. H., Jochim M. M. Serial cyclic transmission of Blueton-gue virus in sheep and Culicoides variipennis. — Cornell. Vet., 1976, vol. 66, p. 535— 550.

Mellor P. S., Boorman J., Jennings M. The multiplication of African horse-sickness virus in two species of Culicoides (Diptera, Ceratopogonidae). — Arch. Viro-

logy, 1975, vol. 47, p. 351-356.

Mellor P. S., Jennings M. Replication of Eubenangee virus in Culicoides nubeculosus (Mg.) and Culicoides variipennis (Coq.). — Arch. Virology, 1980, vol. 63, p. 203-208.

Metselaar D., Robin Y. Acabane virus isolated in Kenya. — Veter. Rec., 1976, Metselaar D., Robin

Metselaar D., Robin Y. Acabane virus isolated in Kenya. — Veter. Rec., 1976, vol. 99, p. 86.
Nevill E. M. Cattle and Culicoides biting midges as possible overwintering hosts of bluetongue virus. — Onderstepoort J. Vet. Res., 1971, vol. 38, p. 65.
Oya A. Studies on epidemics and epizootics of some arboviruses in East Asia. — In: Arboviruses in the Mediterranean countries. — Zbl. Bact. Suppl. 9, 1980, p. 29—33.
Sellers R. F., Pedgley D. E., Tucker M. R. Possible spread of African horse-sickness on the wind. — J. Hyg., 1977, vol. 79, p. 279.
Stauber E. H., Farrell R. K., Spencer G. R. Nonlethal experimental inoculation of Columbia black-tailed deer (Odocoileus nemionus columbianus) with virus of epizootic hemorrhagic deer diseases. — Amer. J. Vet. Res., 1977, vol. 38, p. 411.
Theodorids A., Nevill E. M., Els H. J., Boshoff S. T. Viruses isolated from Culicoides midges in South Africa during unsuccessful attempts to isolate bovine

from Culicoides midges in South Africa during unsuccessful attempts to isolate bovine

ephemeral fever virus. — Onderstepoort J. Vet. Res., 1979, vol. 46, N 4, p. 191—198.

Werwoerd D. W., Huismans H., Erasmus B. J. Arbiviruses. — In: Comprehensive Virology, 14. Newly characterized Vertebrate Viruses. Ed. H. Fraenkel-Conrat and R. R. Wagner. Plenum Press, New York—London, 1979, Ch. 5, p. 285—345.

A ROLE OF MIDGES (CERATOPOGONIDAE) IN THE CIRCULATION OF ARBOVIRUSES

D. K. Lvov

SUMMARY

Over 30 arboviruses belonging to the families Togaviridae (2), Rhabdoviridae (2), Reoviridae (more than 10), Bunyaviridae (17) and non-classified ones (about 4) were isolated from midges. The distribution area of some viruses, which are of great medical and veterinary importance, is located in immediate proximity to southern borders of the USSR. Biological and ecological peculiarities of midges in addition to the above data on the isolation of viruses define the perspectives of virusological examination of midges, primarily in Transcaucasia, Middle Asia, southern regions of Siberia and Far East of the USSR.